Caldasia 24(2) 2002: 471-480

ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO DE LOS ANFIBIOS PARAMUNOS

Biogeographic analysis of the amphibian fauna of the paramos

JOHN D. LYNCH
ÁNGELA M. SUÁREZ-MAYORGA
Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, Colombia. jlynch@ciencias.unal.edu.co

RESUMEN

La fauna de anfibios propia de los páramos colombianos en sentido estricto incluye únicamente 39 especies. Los taxa excluidos de listas previas son considerados aquí como entidades más afines a los bosques andinos que pueden ocupar también hábitats paramizados por intervención humana. La composición de la fauna en los páramos de Colombia es notablemente diferente a la del país en conjunto, probablemente porque sólo algunos modos reproductivos pueden persistir en el ambiente paramuno. En general, podemos concluir que el número de especies en los páramos de las diferentes regiones ecogeográficas es proporcional al tamaño y grado de fragmentación de las islas paramunas, haciendo la salvedad de que los inventarios en la Cordillera Occidental están incompletos. Podemos señalar también en esta fauna un componente filogenético recurrente: las especies relacionadas se distribuyen sobre el mismo piso térmico o en pisos térmicos adyacentes, es decir, la fauna paramuna parece ser autóctona y no alóctona.

Palabras clave. Biogeografía, diversidad, endemismo, modos reproductivos, anfibios.

ABSTRACT

The amphibian fauna proper of Colombian páramos consists of only 39 species although a number of additional species has been reported as páramo species. These excluded taxa are more properly considered as species of the Andean forests that occur as well in the páramo-ized regions after the forests are cut. The compositon of the páramo fauna is notably different than the composition of the fauna of the country probably because only certain reproductive modes are suitable to the páramo environment. In general, the number of species in páramos of the various highland areas can be related to sizes and degree of fragmentation of páramo islands. However, the Cordillera Occidental is under-inventoried. A recurrent phylogenetic component must be stressed—that related species occur in the same (or adjacent) thermal level—the páramo fauna appears to be autochthonous rather than allochthonous.

Key words. Biogeography, Diversity, Endemicity, Reproductive Modes, amphibian fauna.

INTRODUCCIÓN

Existen tres órdenes de anfibios vivientes: Anura, Caudata y Gymnophiona (ranas, salamandras y cecilias), todos presentes en Colombia. Entre los anuros, hay nueve familias presentes en el país: Bufonidae, Centrolenidae, Dendrobatidae, Hylidae, Leptodactylidae, Microhylidae, Pipidae, Pseudidae y Ranidae. Todas las salamandras colombianas pertenecen a la familia Plethodontidae y las cecilias, a las familias

Caeciliaidae, Rhinatrematidae y Typhlonectidae, para un total de 13 familias de anfibios (Ruiz *et al.*, 1996). De éstas, únicamente Bufonidae, Centrolenidae, Dendrobatidae, Hylidae, Leptodactylidae, Plethodontidae y Caeciliaidae suben por los Andes y todas, a excepción de Caeciliaidae y Centrolenidae están representadas en la fauna del páramo. La distribución por familias en Colombia (Figura 1) muestra que cinco de las 13 representan el 2% de la diversidad y entre las restantes, las más diversas son Leptodactylidae (35%) e Hylidae (22%); hay otras tres familias importantes (Bufonidae, Centrolenidae y Dendrobatidae) con cerca del 10% de las especies cada una.

Los gradientes generales de diversidad se conocen desde hace un siglo y pueden expresarse así: 1) hay una reducción en la diversidad relacionada con la latitud y 2) hay una reducción paralela o equivalente relacionada con la altitud (Lynch, 1986a). En general, la fauna de anfibios en Colombia no se desvía de este patrón, pero al hacer una disección de los grupos naturales es claro que ningún clado está distribuido a lo largo de todo el gradiente altitudinal.

Aunque Ardila & Acosta (2000) registraron 90 especies “propias” de la región de vida paramuna y posteriormente Lynch (2001) y Osorno *et al.* (2001) describieron otras seis especies, no compartimos el criterio empleado por Ardila & Acosta (2000) para definir la fauna paramuna: “distribución geográfica”, que realmente sólo se refiere a la altitud del registro. Consideramos que para definir especies “propias” del páramo, entendiendo “propio” como “característico de”, es necesario emplear un criterio más preciso: endemicidad a la zona de vida “páramo” (Cuatrecasas, 1958; Rangel-Ch., 2000). A nuestro juicio, la lista de especies de Ardila & Acosta (2000) debe ser mucho más corta —especialmente basándonos en la experiencia personal del primer autor sobre los sitios de colecta, y sus notas de campo— y contiene al momento una serie de registros que representan mezclas de biotas. Para realizar un análisis biogeográfico adecuado, debemos partir de una lista de especies correcta.

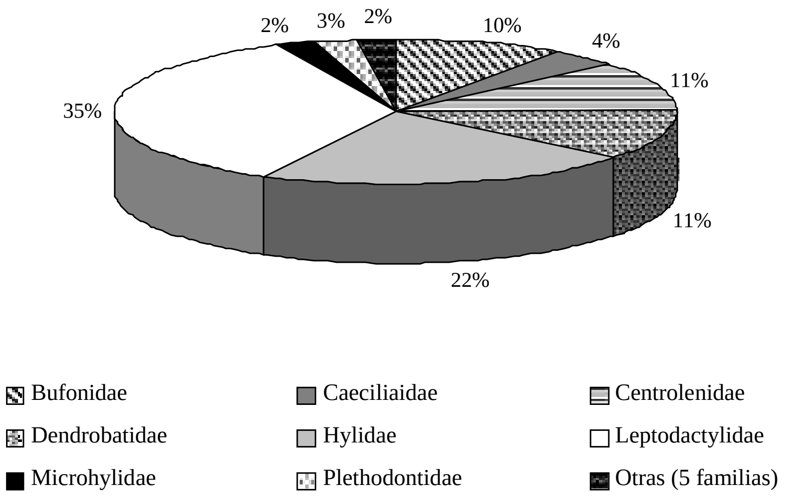

Figura 1. Distribución porcentual por familias de las especies de anfibios en Colombia.

METODOLOGÍA

¿Cómo reconocer, a partir de los registros, si una especie es paramuna o no? Revisamos todos los registros para cada especie mencionada en la lista de Ardila & Acosta (2000) más las especies descritas posteriormente. La revisión consistió en la evaluación del tipo de hábitat mencionado para cada registro mediante comparación con las notas publicadas en las descripciones originales, las notas de campo y la experiencia de JDL. Posteriormente cuantificamos la proporción de registros en la zona de vida paramuna (*sensu* Cuatrecasas, 1958) contrastándola con la proporción de registros en otras formaciones vegetales. A continuación, para los taxones no endémicos al páramo utilizamos propiedades de su biología reproductiva para determinar si los registros paramunos representaban poblaciones biológicas o registros triviales.

Una vez redefinida nuestra lista de especies paramunas, siguiendo el procedimiento arriba mencionado, analizamos sus patrones biogeográficos y ecológicos, empleando modos reproductivos (Duellman & Trueb, 1994) y la información filogenética disponible.

RESULTADOS

De la lista original excluimos casi la mitad de las especies (Tabla 1). Dentro de nuestra lista tenemos tres ambigüedades —especies que ocupan igualmente hábitats de bosque y de páramo—, una especie (*Eleutherodactylus unistrigatus*) a la que hemos catalogado en un ambiente aparte puesto que ocupa potreros entre 1800 hasta 3450 m y siete especies que no podemos ubicar con certeza en una categoría, bien por la escasez de registros (los *Atelopus* de la columna) o bien porque tenemos dudas acerca de su *status* taxonómico, como es el caso de *Hyla caucana* e *Hyla pelidna*. Queremos resaltar entonces que la fauna paramuna es pequeña e incluye únicamente 39 especies propias del páramo, que representan el 6% de la fauna colombiana. Sin embargo, de éstas 39 especies, 5 (identificadas con -) tienen algunos registros por fuera de los límites de la zona de vida paramuna, es decir, no están restringidos a ella.

Dentro de las especies excluidas, 30 (identificadas con * en la tabla) no cuentan con ningún registro en formaciones vegetales paramunas. Para ilustrar lo anterior, podemos hacer un recuento de las descripciones del hábitat de las especies mencionadas (p. ej. Coloma, 1995, p. 48; Duellman & Pyles, 1980, p. 7; Lynch, 1981, p. 7; Lynch, 1989b, p. 14; Lynch, 1991, p. 350-1; Osorno *et al.,* 2001, p. 519; Ruiz & Osorno, 1994, p. 174; Ruiz *et al*., 1986, p. 442; notas de campo de JDL depositadas en el ICN) y veremos que coinciden en afirmar que o bien fueron encontradas en bosque o bien en potreros con notoria intervención humana, independientemente de la altitud de la colección. Nótese que no hemos incluido sino un centrolénido de la lista puesto que la primera citación caracteriza la familia como típica de bosques. De las 14 especies restantes, ocho (marcadas con **) tienen la mayoría de sus registros en bosques andinos pero cuentan con algún(os) registro(s) en zonas aparentemente paramunas, aunque su condición actual probablemente se deba a la intervención antrópica (véase Coloma, 1995; Lynch, 1979, p. 417 y Lynch & Ruiz, 1983, p.108). Una especie, *Colostethus fraterdanieli*, cuenta con dos registros en páramo (Güicán y Nevado del Ruiz) que aquí consideramos erróneos, además de que todos los otros registros corresponden a bosques andinos hasta 2500 m de altitud (Grant & Castro, 1998). Las especies restantes (cinco, identificadas con +) presentan uno o más registros paramunos verídicos, aunque la mayoría de sus registros y/ o sus características reproductivas nos permiten clasificarlos con confianza como especies de bosques andinos (p. ej. Lynch, 1991, p. 348; Lynch *et al.*, 1994, p. 23; notas de campo JDL).

Tabla 1. Reclasificación de las especies registradas por Ardila & Acosta (2000), más las descritas posteriormente, con base en su afinidad a la formación vegetal páramo. * = Especies sin registros en páramos. ** = Especies con la mayoría de registros en bosque andino (véase el texto). + = Especies con registros paramunos verídicos. - = Especies no restringidas al páramo

PARAMUNAS	**EXCLUIDAS**	**EN DUDA**	**AMBIGUAS**	**POTRERO**
Atelopus carrikeri	*Atelopus quimbaya* *	*Atelopus angelito*	*Eleutherodactylus anolirex*	*Eleutherodactylus unistrigatus*
Atelopus ebenoides ebenoides	*Atelopus mandingues* *	*Atelopus arsyecue*	*Eleutherodactylus bogotensis*	
Atelopus ebenoides marinkelli	*Atelopus sernai* *	*Atelopus eusebianus*	*Eleutherodactylus lynchi*	
Atelopus guitarraensis	*Atelopus simulatus* *	*Atelopus laetissimus*		
Atelopus ignescens	*Atelopus subornatus* *	*Atelopus nahumae*		
Atelopus lozanoi	*Osornophryne percrassa* **	*Hyla caucana*		
Atelopus leoperezi	*Rhamphophryne macrorhina**	*Hyla pelidna*		
Atelopus muisca	*Rhamphophryne nicefori* *			
Osornophryne bufoniformis	*Centrolene buckleyi* +			
Colostethus edwardsi	*Centrolene paezorum* *			
Colostethus subpunctatus -	*Centrolene robledoi* *			
Gastrotheca espeletia	*Cochranella garciae* *			
Gastrotheca helenae	*Cochranella posadae* *			
Hyla labialis -	*Colostethus fraterdanieli*			
Eleutherodactylus buckleyi -	*Colostethus pinguis* +			
Eleutherodactylus curtipes	*Colostethus pulchelus* *			
Eleutherodactylus duende	*Gastrotheca orophylax* **			
Eleutherodactylus elegans -	*Gastrotheca argenteovirens* *			
Eleutherodactylus lasallorum	*Hyla bogotensis* +			
Eleutherodactylus myersi -	*Hyla callipeza* *			
Eleutherodactylus nervicus	*Hyla larinopygion* *			
Eleutherodactylus nicefori	*Eleutherodactylus affinis* *			
Eleutherodactylus obmutescens	*Eleutherodactylus alalocophus* *			
Eleutherodactylus ocreatus	*Eleutherodactylus boulengeri* *			
Eleutherodactylus peraticus	*Eleutherodactylus brevifrons* *			
Eleutherodactylus racemus	*Eleutherodactylus dorsopictus* *			
Eleutherodactylus repens	*Eleutherodactylus elassodiscus* **			
Eleutherodactylus satagius	*Eleutherodactylus latens* *			
Eleutherodactylus scopeus	*Eleutherodactylus leoni* **			
Eleutherodactylus simoteriscus	*Eleutherodactylus leptolophus* **			
Eleutherodactylus simoterus	*Eleutherodactylus leucopus* *			
Eleutherodactylus thymelensis	*Eleutherodactylus maculosus* *			
Eleutherodactylus xenolimnion	*Eleutherodactylus mnionaetes* *			
Eleutherodactylus xestus	*Eleutherodactylus permixtus* +			
Phrynopus adenobrachius	*Eleutherodactylus piceus* **			
Phrynopus brunneus	*Eleutherodactylus parectatus* *			
Phrynopus nanus	*Eleutherodactylus pugnax* *			
Bolitoglossa adspersa	*Eleutherodactylus scoloblepharus* *			
Bolitoglossa hypacra	*Eleutherodactylus supernatis* **			
Bolitoglossa hiemalis	*Eleutherodactylus uranobates* +			
	Eleutherodactylus vicarius **			
	Eleutherodactylus w-nigrum *			
	Geobatrachus walkeri *			
	Bolitoglossa vallecula *			

DISCUSIÓN

Composición de fáunulas. La distribución de especies por familia en el páramo (Figura 2) es notablemente diferente a la distribución general en el país: aumenta la importancia (número de especies) de Leptodactylidae y tal vez de Bufonidae y Plethodontidae; al mismo tiempo, la importancia de Centrolenidae, Dendrobatidae e Hylidae disminuye apreciablemente (compárense las Figuras 1 y 2). De manera más específica, aparte de *Atelopus* (Bufonidae) y *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae), los anfibios tiene una representatividad muy marginal en los páramos.

A manera de comparación, podemos tomar la composición de especies por familia en tres sectores que difieren en altitud y/ o humedad (Figura 3). "Leticia" y "Caribe" están en el mismo piso térmico pero la primera es mucho más húmeda; sin embargo, la composición faunística por familias dominantes es muy similar (predominio de Leptodactylidae e Hylidae). El área identificada como "Cord. Occ." se encuentra en bosque subandino nublado a ca. 2000 m y se observa claramente una disminución drástica en las especies de Hylidae y una presencia notable de Centrolenidae, con respecto a "Leticia" o a "Caribe". Entonces, la distinción puede darse por altitud o por humedad.

Es bien conocido que, a excepción de los peces, los anfibios están más ligados al agua que cualquier otro grupo de vertebrados. En primer lugar, debido a las características de su piel deben proteger su agua corporal; en segundo lugar, requieren agua o humedad para su reproducción. Lo anterior da como resultado que también los modos reproductivos muestran cierto grado de fidelidad a determinados ambientes.

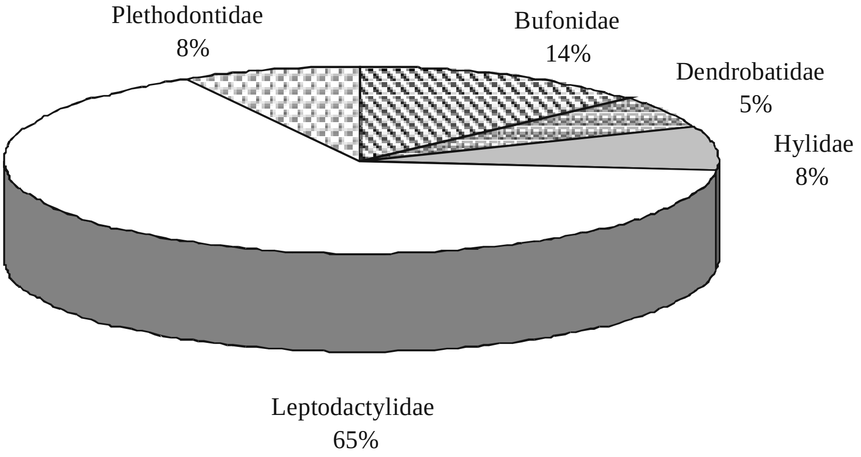

Figura 2. Distribución porcentual por familias de las especies de anfibios paramunas.

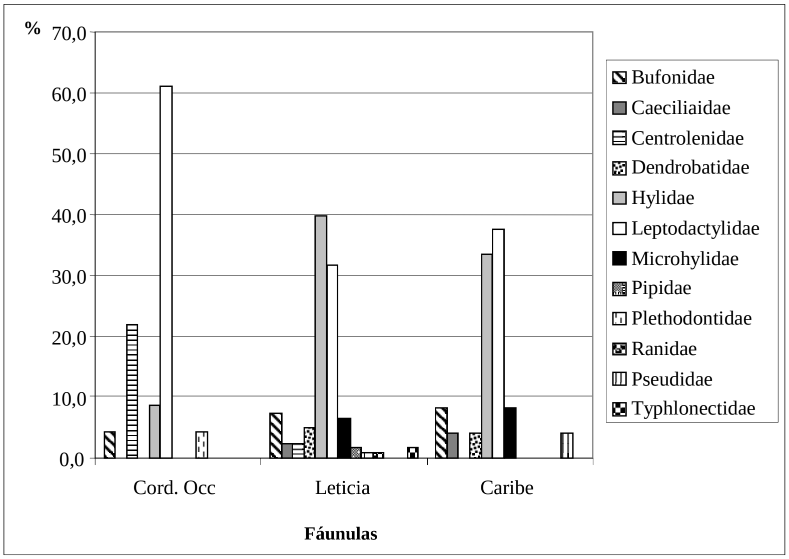

Figura 3. Composición porcentual de familias en las diferentes fáunulas.

Por ejemplo, los nidos de espuma (subfamilia Leptodactylinae) están prácticamente restringidos a zonas planas (incluso hasta 5000 m en la puna) y los huevos sobre hojas encima de quebradas (familias Centrolenidae y Hylidae) son muy frecuentes en los flancos de las cordilleras (véase Figura 3, “Cord. Occ”) —incluso en bosques altoandinos—. Efectivamente, ninguno de los dos se encuentra en el páramo. Esto implica que no son la temperatura ni la humedad (al menos en los páramos colombianos) los factores limitantes para la presencia de especies en las regiones paramunas. El género *Atelopus* es abundante en páramos y en bosques andinos, pero tiene huevos no pigmentados, que potencialmente se verían afectados por valores altos de brillo solar (juicio colectivo, estamos tratando de interpretar las descripciones de modos reproductivos de Duellman & Trueb, 1994, en un sentido causal). El brillo solar no es un problema al interior del bosque, aunque sí es trascendente en los páramos. En la biología de *Atelopus* las posturas son depositadas por debajo de las piedras dentro de quebradas, tanto en páramo como en bosque (Lynch, 1986b; obs. pers.). En contraste, el género *Centrolene* es abundante en bosques andinos y puede alcanzar alturas considerables (más de 3000 m). Sus huevos también son poco pigmentados pero los deposita sobre la haz de las hojas o por encima de rocas en las quebradas, lo que implica que si estuviesen en sitios que presentan valores altos de brillo solar (ausencia de bosque) no podrían sobrevivir. Por otra parte, *Eleutherodactylus*, que tampoco tiene pigmentación en sus huevos, es el género más frecuente en los páramos y coloca sus posturas en sitios protegidos del sol y muy húmedos (sobre el suelo o en epífitas arrosetadas) y además tiene desarrollo directo, que es el modo reproductivo más higrodependiente. Y si consideramos la única *Hyla* propia del páramo, veremos que tiene huevos pigmentados, lo que le permite depositarlos sobre el agua, expuestos al sol.

Revisando nuestra lista de especies (Tabla 1), veremos que el 70% de éstas presentan desarrollo directo, el 16% huevos en quebradas y el 14% restante, otros modos reproductivos (aunque *Gastrotheca helenae* también tiene desarrollo directo pero debido a sus características tradicionalmente se ha segregado en un modo diferente). Esta es una distribución característica de formaciones húmedas (en el norte), mientras que en las formaciones del sur (puna) las especies de los géneros dominantes (Lynch, 1971, 1986a) —*Alsodes*, *Batrachophrynus, Gastrotheca, Phrynopus, Pleurodema* y *Telmatobius*—, a exepción de *Phrynopus*, tienen renacuajos. Igualmente, al comparar esta proporción con los modos reproductivos presentes en otras fáunulas (Chocó [datos en Lynch & Suárez-Mayorga, 2002a], Leticia [manuscrito], Caribe [manuscrito]), la frecuencia de desarrollo directo varía hasta hacerse mínima: 31%, 16% y 4%, respectivamente.

Geografía del sistema paramuno en Colombia. Lynch *et al.* (1997), definieron 10 unidades ecogeográficas, de las cuales 4 incluyen zonas altas: la Sierra Nevada de Santa Marta, la Cordillera Occidental, la Cordillera Oriental y una entidad compuesta de la Cordillera Central más el Macizo Colombiano. El número de especies paramunas en estas cuatro unidades varía significativamente (Tabla 2) y no hay ninguna especie propia del área compartida entre ellas (*Centrolene buckleyi* es una especie compartida pero está considerada por nosotros como especie de bosque). Una explicación puede ser que la extensión superficial de los páramos en las cordilleras Oriental y Central es amplia y existe un alto grado de continuidad entre ellos; efectivamente, podemos identificar para la Cordillera Oriental dos agrupaciones correspondientes a los páramos de Cundinamarca - Sur de Boyacá y los páramos del norte (Pisba hacia los Santanderes), así como una agrupación de páramos casi ininterrumpida desde el área del PNN Los Nevados hacia el Macizo Colombiano. Por el contrario, los páramos de la Cordillera Occidental están compuestos de pequeñas islas (en el sentido literal), mientras que la Sierra Nevada es otra isla aparte. Una explicación alternativa sería que el inventario de las islas paramunas de la Cordillera Occidental no cubre el 50% de las localidades, en cambio, los inventarios en las áreas ecogeográficas restantes —sin contar la Sierra Nevada— son más completos. Esto indica que la riqueza de anfibios en los páramos de la Cordillera Occidental puede estar subestimada. Con respecto a la variación entre la Cordillera Central y la Oriental, es probable que ambas tengan historias evolutivas diferentes, aunque en este punto no podemos ofrecer una explicación para ello.

Para terminar, queremos resaltar que además de que todas las áreas ecogeográficas en Colombia están definidas por especies de anfibios endémicas a ellas, no existen especies propias del páramo compartidas entre la Cordillera de Mérida o los páramos de América Central y cualquiera de las unidades ecogeográficas colombianas. Sin embargo, hay algunas especies en común entre la Cordillera Central (Macizo Colombiano) y la Cordillera Real de Ecuador, aunque la proporción de especies endémicas para cada una de estas fracciones es igualmente alta (véase Lynch, 1981).

Componente filogenético. A lo largo de este trabajo hemos venido comparando la composición de fáunulas y la distribución geográfica de los anfibios tomando como base las categorías taxonómicas más usuales: familias, géneros y especies. Sin embargo, desde la perspectiva filogenética tales categorías no resultan útiles *per se* para el análisis biogeográfico y se hace imprescindible seccionarlas en grupos naturales (filogenéticamente sustentados).

Uno de los dichos o mitos más populares en estudios andinos es que la fauna (o flora) de las tierras altas debe ser derivada de las tierras bajas, dado que las montañas son jóvenes y/ o todas las tierras altas estuvieron cubiertas recientemente por glaciares (Lynch, 1986a, 1999). A pesar de estas suposiciones/ conclusiones, recientemente se descubrió que existen clados endémicos a la zona paramuna. Lynch (1999) informó sobre un grupo de *Eleutherodactylus* —el grupo *thymelensis*, endémico a los paramos de la Cordillera Central y el Macizo Colombiano de Colombia y la Cordillera Real de Ecuador, que además incluye 5 de las especies en la Tabla 1— y Lynch & Duellman (1997) informaron sobre el grupo *curtipes* de *Eleutherodactylus* con seis especies (cuatro de ellas en la Tabla 1) distribuidas sobre la Cordillera Occidental, la Cordillera Central, el Macizo Colombiano de Colombia y Cordillera Real de Ecuador. En el caso del grupo *curtipes*, cinco especies son paramunas y una es del bosque andino. Para *Eleutherodactylus*, Lynch (1999) argumentó que el patrón de especiación se desarrolló al interior de un mismo piso térmico y utilizó los datos de estos dos grupos —para los cuales el hábitat primitivo debe ser paramuno— y varios grupos más. Datos de este tipo (hipótesis explicitas) son escasos. Para las otras especies paramunas, tenemos únicamente hipótesis implícitas o algo aún menos especifico. Sin embargo, queremos resaltar algunos de estos datos.

En la Cordillera Oriental, pueden identificarse los pares de especies hermanas *E. affinis* (bosque andino)—*E. elegans* (páramo) y *E. mnionates* (bosque andino)—*E. nervicus* (páramo) (Lynch, 1998). En la Cordillera Central, *Osornophryne bufoniformis* (páramo) es probablemente la especie hermana de *O. percrassa* (bosque andino). En la Cordillera Occidental, *Eleutherodactylus duende* y *E. lasalleorum* probablemente son especies hermanas (ambas del páramo). Con lo anterior, tenemos datos para 14 de las 39 especies paramunas colombianas (35%) y anticipamos que el patrón revelado por los anfibios no debe resultar excepcional; de hecho, desde hace muchos años (Darlington, 1957) los anfibios han sido reconocidos como un grupo muy apropiado para el estudio de la biogeografía, lo que nos permite confiar en que dicho patrón se repita.

Tabla 2. Distribución de las especies paramunas en las regiones ecogeográficas de Colombia, discriminadas por género.

	Nro. de especies			
Géneros	**Central**	**Occidental**	**Oriental**	**Sierra Nevada**
Atelopus	2	0	4	2
Bolitoglossa	0	2	1	0
Colostethus	0	0	2	0
Eleutherodactylus	12	5	3	0
Gastrotheca	1	0	1	0
Phrynopus	2	0	1	0
Hyla	0	0	1	0
Total	**17**	**7**	**13**	**2**

En resumen, Lynch identificó dos patrones de especiación: el más común se da dentro de un mismo piso térmico (Lynch & Suárez-Mayorga, 2002b); en caso de que esto no suceda, las especies ocupan pisos adyacentes (véase Lynch, 1989a, para el grupo *nigrovittatus* y Lynch, 1997, para el grupo *sulcatus* de *Eleutherodactylus*). Con las especies de tierras bajas, se encuentra el mismo patrón —por ejemplo en *Ceratophrys* (Lynch, 1982) o *Pseudopaludicola* (Lynch, 1989b)— y, aunque no tenemos el primer cladograma disponible, conjeturamos que muchos grupos de tierras bajas que se supongan monofiléticos serán endémicos a la región tropical, mientras que otros (*Scinax, Phyllomedusa*) tendrán la mayoría de sus especies en esta misma franja y unas pocas en los pisos térmicos contiguos. Además, existen datos (aunque débiles) para grupos andinos de *Hyla* como los grupos *bogotensis/ larinopygion* y *garagoensis*, y algunos grupos de centrolénidos que concuerdan con el mismo patrón. Con todos estos datos, podemos aquí reconocer un patrón que no fuimos capaces de identificar previamente: cada grupo natural es endémico a uno de los pisos térmicos.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer especialmente a Orlando Rangel por habernos invitado a participar en el Simposio “Biodiversidad e Historia Natural en los Páramos”, en el marco del Primer Congreso Mundial de Páramos, porque sin su invitación no nos habríamos animado a escribir este artículo. Igualmente, agradecemos a los asistentes a la ponencia cuyos comentarios y preguntas nos ayudaron a enfocar el presente trabajo.

LITERATURA CITADA

ARDILA, M. C. & A. R. ACOSTA. 2000. Anfibios. Págs. 617-628 *en*: J. O. Rangel-Ch. (ed.). *La región de vida paramuna*. Colombia Diversidad Biótica III. Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales.

COLOMA, L. A. 1995. Ecuadorian frogs of the genus *Colostethus* (Anura: Dentrobatidae). The University of Kansas Nat. His. Mus. Misc. Publ. (87): 1-72.

CUATRECASAS, J. 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. Revista Acad. Colomb. Cienc. 10 (40): 221-268.

DARLINGTON, P. J., JR. 1957. *Zoogeography/ The Geographical Distribution of Animals*. John Wiley & Sons, Inc., New York.

DUELLMAN, W. E. & R. PYLES. 1980. A new marsupial frog (Hylidae: *Gastrotheca*) from the Andes of Ecuador. Occas. Pap. Mus. Nat. Hist, the University of Kansas (84): 1-13.

DUELLMAN, W. E. & L. TRUEB. 1994. *Biology of Amphibians*. The John Hopkins University Press, Baltimore.

GRANT, T. & F. CASTRO. 1998. The cloud forest *Colostethus* (Anura, Dendrobatidae) of a region of the Cordillera Occidental of Colombia. Journ. Herpetology 32: 378-392.

LYNCH, J. D. 1981. Leptodactylid frogs of the genus *Eleutherodactylus* in the Andes of northern Ecuador and adjacent Colombia. University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous Publications (72): 1-46.

LYNCH, J. D. 1982. Relationships of the frogs of the genus *Ceratophrys* (Leptodactylidae) and their bearing on hypotheses of Pleistocene forest refugia in South America and punctuated equilibria. Systematic Zoology 31: 166-179.

LYNCH, J. D. 1986a. Origins of the high Andean herpetological fauna. Págs. 478-499. *en*: F. Vuilleumier & M. Monasterio (eds.). High Altitude Tropical Biogeography. Oxford University Press, Oxford.

LYCNH, J. D. 1986b. Notes on the reproductive biology of *Atelopus subornatus*. J. Herpetology 20: 126-129.

LYNCH, J. D. 1989a. A review of the leptodactylid frogs of the genus *Pseudopaludicola* in northern South America. Copeia 1989: 577-588.

LYNCH, J. D. 1989b. Intrageneric relationships of mainland *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae). I. A review of the frogs assigned to the *Eleutherodactylus discoidalis* species group. Contributions in Biology and Geology, Milwaukee Public Museum (79): 1-25.

LYCNH, J. D. 1991. New diminutive *Eleutherodactylus* from the Cordillera Central of Colombia (Amphibia: Leptodactylidae). J. Herpetology 25: 344–352.

LYNCH, J. D. 1997. Intrageneric relationships of mainland *Eleutherodactylus* II. A review of the *Eleutherodactylus sulcatus* group. Revista Acad. Colomb. Cienc. 21 (80): 353-372.

LYNCH, J. D. 1998. A new frog (genus *Eleutherodactylus*) from the cloud forests of southern Boyacá. Revista Acad. Colomb. Cienc. 22(84): 429-432.

LYNCH, J. D. 1999. Ranas pequeñas, la geometría de evolución, y la especiación en los Andes colombianos. Revista Acad. Colomb. Cienc. 23 (86): 143-159.

LYNCH, J. D. 2001. A small amphibian fauna from a previously unexplored páramo of the Cordillera Occidental in western Colombia. Journ. Herpetology 35: 226-231.

LYNCH, J. D. & W. E. DUELLMAN. 1997. Frogs of the genus *Eleutherodactylus* (Leptodactylidae) in western Ecuador: systematics, ecology, and biogeography. Natural History Museum, University of Kansas, Special Publication (23): 1-236.

LYNCH, J. D. & A. M. SUÁREZ-MAYORGA. 2002a. (En prensa). Un análisis biogeográfico de los Anfibios del Chocó biogeográfico. *En*: J. O. Rangel-Ch. (ed.). CHOCO. Colombia Diversidad Biótica IV. Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales.

LYNCH, J. D. & A. M. SUÁREZ-MAYORGA. 2002b. (En prensa). Reflexiones sobre el análisis biogeográfico de los anfibios paramunos. *En*: Memorias Congreso Mundial de Páramos. CI Colombia.

OSORNO-MUÑOZ, M., M. C. ARDILA-ROBAYO & P. M. RUIZ-CARRANZA. 2001. Tres nuevas especies del género Atelopus A. M. C. Dumeril & Bibron 1841 (Amphibia: Bufonidae) de las partes altas de la Cordillera Oriental colombiana. Caldasia 23: 509-522.

RANGEL-CH., J. O. 2000. *La region paramuna y franja aledaña en Colombia*. Págs. 1-23 *en*: J. O. Rangel-Ch. (ed.). *La región de vida paramuna*. Colombia Diversidad Biótica III. Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales.

RUIZ-CARRANZA, P. M., M. C. ARDILA-ROBAYO & J. D. LYNCH. 1996. Lista actualizada de la fauna Amphibia de Colombia. Revista Acad. Colomb. Cienc. 20(77): 365-415.

RUIZ-CARRANZA, P. M., J. HERNÁNDEZ-CAMACHO & M. C. ARDILA- ROBAYO. 1986. Una nueva especie colombiana del género *Centrolene* Jiménez de la Espada 1872 (Amphibia: Anura) y redefinición del género. Caldasia 15(71-75): 431-444.

RUIZ-CARRANZA, P. M. & M. OSORNO-MUÑOZ. 1994. Tres nuevas especies de *Atelopus* A.M.C. Dumeril & Bibron 1841 (Amphibia: Bufonidae) de la Cordillera Central de Colombia. Revista Acad. Colomb. Cienc. 19(72): 165-179.

Recibido: 03/03/2002
Aceptado: 20/08/2002